中亚热带赤皮青冈天然种群表型多样性分析

秦之旷[1]，刘　娜[1]，周　霞[1]，李志辉[1]，曹福亮[2]，李何[1*]
（1. 中南林业科技大学 林学院，长沙 410004；2. 南京林业大学 林学院，南京 210037）

摘　要：赤皮青冈（*Quercus gilva*）是我国中亚热带地区极具经济价值的珍贵用材树种。为了揭示其表型多样性与变异规律以及影响表型变异的关键地理气候因子，该研究以 14 个赤皮青冈天然种群 115 个单株为研究材料，对其 15 个树体和叶片性状进行测量，利用巢式方差分析、表型分化系数分析、多样性指数分析、相关性分析、主成分分析以及聚类分析等方法，探究赤皮青冈的表型变异规律及其与地理气候因子的相关性。结果表明：(1)赤皮青冈表型多样性水平较高，15 个表型性状的变异系数和 Shannon-Wiener 指数均值分别为 35.07%和 1.998；14 个种群的变异系数在 14.94%（洞口）~35.56%（龙山）之间，Shannon-Wiener 指数在 1.127（松阳）~1.980（常宁）之间。(2)15 个表型性状在种群间和种群内均存在极显著差异（P<0.01），种群平均表型分化系数为 41.49%，表型变异主要来源于种群内。(3)相关性分析发现，赤皮青冈部分性状间存在显著或极显著相关性；表型性状与地理因子间相关性不明显；降水是影响赤皮青冈表型性状的主要气候因子。(4)基于 11 个表型可提炼出 4 个主成分，累计贡献率为 82.96%。(5)根据聚类分析可将 14 个种群分为三类，分别为小叶片小叶柄类、大叶片大叶柄类和中叶片小叶柄类，种群的聚类结果与其地理位置间无明显相关性。该研究为赤皮青冈种质资源的保护和利用提供科学依据，为其良种选育奠定重要基础。

关键词：赤皮青冈，珍贵树种，种质资源，表型性状，变异规律
中图分类号：Q948.12　　　　**文献标识码：**A

Phenotypic diversity of *Quercus gilva* natural populations in middle subtropical China

QIN Zhikuang[1], LIU Na[1], ZHOU Xia[1], LI Zhihui[1], CAO Fuliang[2], LI He[1*]
(1. *College of Forestry*, *Central South University of Forestry and Technology*, Changsha 410004, China; 2. *Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China)

Abstract: *Quercus gilva* is a precious timber tree species in middle subtropical China. In order to investigate the phenotypic diversity, phenotypic variation pattern and the major geographic and climatic factors influencing phenotypic variation of *Q. gilva* populations, 15 growth and leaf traits of 115 individuals from 14 natural populations were measured and then the phenotypic diversity, variation pattern and the correlation between phenotypic variation and geographic and climatic factors were studied using nested analysis of variance, phenotypic differentiation coefficient, correlation analysis, principal component analysis and cluster analysis. The results were as follows (1) The average variation coefficient and the average Shannon-Wiener index of 15 phenotypic traits were 35.07% and 1.998, respectively. Variation coefficient and Shannon-Wiener index of 14 populations ranged from 14.94% (Dongkou) to 35.56% (Longshan) and from 1.127 (Songyang) to 1.980 (Changning), respectively. These results indicated that *Q. gilva* showed a relatively high level of phenotypic diversity. (2) Significant differences in 15 phenotypic traits were found among and within populations (P<0.01), with an average phenotypic differentiation coefficient of 41.49%. This elucidated that the phenotypic variation within populations was greater than that among populations. (3) Correlation analysis showed that there were significant correlations among parts of the traits, whereas no correlation was found between phenotypic traits and geographic factors. Precipitation was the major factor that influenced the phenotypic traits of *Q. gilva*. (4) Principle component analysis indicated that the first four principal components explained 82.96% of total phenotypic contribution rate of *Q. gilva*. (5) Cluster analysis revealed that 14 *Q. gilva* populations were divided into three groups according to their different leaf and petiole size, which was not related to the geographic distribution of populations. This study provides scientific basis for the protection and utilization of *Q. gilva* germplasm resources, and lays an important foundation for

基金项目：国家自然科学基金（32201589）；湖南省自然科学基金（2021JJ41069）；湖南省林业科技创新资金项目（XLKY202218）；福建省公益类科研院所专项（2022R1010007）[Supported by National Natural Science Foundation (32201589); Natural Science Foundation of Hunan Province (2021JJ41069); Forestry Scientific and Technological Innovation Project of Hunan Forestry Department (XLKY202218); Public Research Institutes Special Project of Fujian Province (2022R1010007)]。
第一作者：秦之旷(1997-)，硕士，研究方向为林木育种，(E-mail)1667830341@qq.com。
*__通信作者：__李何，博士，讲师，硕士生导师，研究方向为林木育种，(E-mail)lihecsuft@126.com。

its improved variety breeding.
Key words: *Quercus gilva*, precious tree species, germplasm resources, phenotypic traits, variation pattern

赤皮青冈（*Quercus gilva*）是壳斗科青冈属常绿乔木，其树干通直，边材呈黄褐色，心材呈暗红褐色，纹理优美具有光泽，强韧有弹性，有独特香味，抗虫蛀，不易腐蚀，是一种极具经济价值的珍贵用材树种（端木，1995；Zaynab et al., 2018）。也因其树体高大，为深根性树种，在水土保持和涵养水源方面有良好的表现，从而具有很高的生态价值（夏蝉，2021），是我国亚热带地区极具发展前景的珍贵用材树种之一。赤皮青冈在我国中亚热带地区分布较广，主要分布于湖南、福建、浙江、江西、贵州、台湾等省（Zeng et al., 2019；欧阳泽怡等，2021）。然而从 20 世纪开始，赤皮青冈天然群落受到明显的人为干扰，绝大部分赤皮青冈天然林被过度采伐，采伐迹地用于城乡发展、筑路修桥或人工林营造，导致大多数赤皮青冈处于散生和小群落生存状态，赤皮青冈种质资源大量流失（Deng et al., 2018）。

种质资源是遗传多样性的载体，同时也是种质创新和林木遗传改良的物质基础，阐明种质资源的多样性是对其合理保护和利用的前提（Neale & Kremer, 2011；Bai et al., 2019）。植物表型是遗传因子和环境在长期过程中共同作用的结果，表型多样性是遗传多样性的直接体现（李洪果等，2019；郭燕等，2022）。利用植物的表型性状检测遗传多样性具有简便、快捷的特点（尚帅斌等，2015），是长期以来最基本和最直接的方法。近年来，种质资源的表型性状分析已在闽楠（*Phoebe bournei*）（Li et al., 2018；欧汉彪等，2021）、黑杨（*Populus nigra*）（陈存等，2021）、板栗（*Castanea mollissima*）（郭燕等，2022）、茶条槭（*Acer ginnala*）（武艳虹等，2018）、唐古特白刺（*Nitraria tanguticum*）（吉德娟等，2021）等林木上开展，在对以上树种的研究中，通过分析各表型性状，揭示了表型多样性和变异并挖掘了影响表型变异的关键因子，研究结果为相关树种的种质资源的保护和利用奠定了重要基础。

目前，赤皮青冈天然种群仍处于持续减少的状态，天然种质资源不断流失，调查与阐明天然种质的多样性以合理制定其保护和利用策略是当前亟待开展的重要研究。但关于赤皮青冈种质资源的相关研究非常有限，仅谢健（2011）和林文俊等（2017）对赤皮青冈天然群落进行了调查，且调查群落仅分布在闽清和擎天岩村，难以具有代表性。在赤皮青冈种质的多样性研究方面，虽有在分子层面基于 ISSR 分子标记技术（朱品红，2014）和叶绿体基因组测序技术（Sugiura et al., 2015）的赤皮青冈遗传多样性和遗传结构的相关报道，但所调查的种群分布较集中，不足以揭示我国赤皮青冈种质的遗传多样性。而在表型层面，仅谢健（2021）对 4 个种源赤皮青冈幼林的生长性状进行了分析。树高、胸径、材积和干型等树体性状为用材树种的重要经济性状，而叶片是植物进行光合和蒸腾作用的重要媒介，其形态直接影响生长发育与繁殖特性并最终影响树种的适应和进化（郭燕等，2022），对以上作为赤皮青冈种质资源保存和利用基础的重要表型性状的多样性研究目前未见报道。

为此，该研究以具有代表性的、基本覆盖赤皮青冈在大陆地区分布范围的 14 个赤皮青冈天然种群 115 个单株为研究材料，对其 15 个树体和叶片性状进行测量，采用巢式方差分析、表型分化系数分析、多样性指数分析、相关性分析、主成分分析以及聚类分析等方法，通过分析表型多样性和变异及其地理变化，拟探讨以下问题：（1）赤皮青冈天然种群表型多样性水平如何；（2）赤皮青冈表型多样性呈现怎样的变异规律；（3）赤皮青冈表型变异与地理气候因子之间有何相关性。旨在为赤皮青冈种质资源的收集、保护和利用提供科学依据，为其良种选育奠定重要基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

基于前期对赤皮青冈天然分布区内种质资源的调查，于 2021 年 5 月至 2022 年 3 月对 14 个赤皮青冈天然种群共 115 个单株进行了调查和样本采集，采样种群基本覆盖了我国中亚热带赤皮青冈天然分布区，各种群的地理气候信息和样本数量见表 1。对于样本数大于 10 个的种群，随机选取 10 株样本，并确保样本间较大的距离，由于部分种群样本较少或采样困难，样本数小于 10 株，则采集种群内的所有样本。用 GPS 记录各样本的经纬度。利用测高仪、胸径尺等工具测量并记录树体性状。用高枝剪等工具在当地 12：00—14：00 树冠中下层的阳面，获取健康枝条，随机采集成熟叶片（李珊等，2016），选取 10 片无病虫害的完整叶片进行集中拍照记录。

1.2 气候数据的获取

从全球气候数据网 WorldClim（https://www.worldclim.org/）下载当前时期气候数据，共下载了与温度和降水相关的 19 个气候因子，数据精度为 2.5’，版本为 2.1（Fick & Hijmans, 2017），使用 R 包 Raster 中 extract 函数提取种群所在位置的气候数据。19 个气候因子中一些因子间可能存在高度相关性，为此，用 prcomp 函数对种群所在地的气候因子进行主成分分析，提取前三个主成分中载荷大于 0.8 的气候因子，得到 5 个气候因子（表 1）用于相关性分析。

表 1 赤皮青冈 14 个种群的地理位置及主要气候因子

Table 1 Geographic locations and main climatic conditions for 14 *Quercus gilva* populations

种群 Population	样本数 Sample No.	经度 Longitude	纬度 Latitude	最冷月份最低温 Minimum temperature of the coldest month (℃)	最湿季度平均温 Mean temperature of the wettest quarter (℃)	最湿月份降水量 Precipitation of the wettest month (mm)	最湿季度降水量 Precipitation of the wettest quarter (mm)	最暖季度降水量 Precipitation of the warmest quarter (mm)
湖南保靖 HNBJ	10	109.67° E	28.88° N	1.508	24.085	245	637	569
湖南凤凰 HNFH	10	109.71° E	28.06° N	1.896	21.026	227	595	497
湖南靖州 HNJZ	3	109.49° E	26.71° N	1.484	20.517	213	573	468
湖南通道 HNTD	10	109.82° E	26.36° N	1.916	20.693	234	630	490
湖南正板 HNZB	6	109.98° E	26.52° N	1.512	20.427	232	630	482
湖南插柳 HNCL	10	110.29° E	26.59° N	1.512	20.217	236	641	477
湖南洞口 HNDK	10	110.48° E	27.14° N	0.380	19.417	227	632	477
湖南安化 HNAH	6	111.32° E	28.49° N	0.644	20.025	215	602	490
湖南龙山 HNLS	10	109.50° E	29.09° N	1.596	23.625	243	641	583
湖南常宁 HNCN	10	112.52° E	26.38° N	2.824	22.661	216	613	425
江西婺源 JXWY	10	117.91° E	29.19° N	1.268	20.969	298	781	554
浙江普陀 ZJPT	10	122.39° E	30.01° N	4.018	18.600	164	405	392
福建周宁 FJZN	7	119.35° E	27.07° N	2.112	18.704	301	745	659
浙江松阳 ZJSY	3	119.19° E	28.30° N	1.596	23.625	243	641	583

1.3 表型性状的测定

对各份种质的树高、胸径、冠径等树体性状进行测量，其中冠径为东西冠径和南北冠径的均值，每个性状重复测量三次，取平均值作为实测值。

计算各种质的单株材积（*v*），公式为$v = 0.4 \times \pi \times \left(\frac{d1.3}{2}\right)^2 \times (h+3) \times 10^{-4}$（式中 $d1.3$ 为胸径，*h* 为树高）（林昌庚，1964）。

记录树干干型情况，对这一非数值性状由三位人员分别进行 1~10 赋值统计，根据刘雨（2011）结合赤皮青冈实际情况进行以下赋值：有明显主干无分枝且树干通直记为 10；有明显主干无分枝但树干轻微弯曲记为 9；有明显主干无分枝但树干弯曲明显记为 8；有明显主干出现一个分岔，但分岔和主干较为通直记为 7；有明显主干和一个分岔且较为弯曲记为 6；有明显主干和多个分岔，主干分枝较直记为 5；有主干但第一个分岔较早，枝下高低于

1.3 m，主干分枝较直记为 4；有主干但第一个分岔较早，枝下高低于 1.3 m，主干分枝较弯曲记为 3；无明显主干但主要枝条较直记为 2；无明显主干且枝条较弯曲记为 1。

使用 ImageJ 图像分析软件分析各种质的叶片图像，测量获取叶片的叶长、叶宽、叶面积、叶柄长、叶柄宽、叶柄面积、锯齿数等数据，重复三次，取平均值作为实测值。通过测量值计算叶长宽比、叶柄长宽比以及叶脉间距，其中叶脉间距通过公式：叶脉间距=叶长/（单边叶脉数+1）获得（郭燕等，2020）。

1.4 数据的处理和分析

（1）巢式方差分析和多重比较：在 SPSS 26 软件中采用巢式设计模型对赤皮青冈的 15 个表型性状进行巢式方差分析，其线性模型为：$Y_{ijk}=\mu+\alpha_i+\beta_{j(i)}+\varepsilon_{ijk}$，式中：$Y_{ijk}$ 为第 i 个种群的第 j 个单株的第 k 个观测值；μ为总体均值；α_i 为第 i 个种群的效应值；$\beta_{j(i)}$为第 i 个种群的第 j 个单株的效应值；ε_{ijk} 为第 ijk 个观测值的试验误差。

（2）多样性指数分析：在 Excel 软件中通过公式 $CV=\delta/\bar{x}\times100\%$和 $V_{ST}=\delta_t^2/(\delta_t^2+\delta_s^2)$ 计算各性状的变异系数（CV）及表型分化系数（V_{ST}）（葛颂等，1988），式中：δ_t^2 表示种群间方差；δ_s^2 表示种群内方差。在 Past4.09 中计算各种群表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数，先根据平均值（$\bar{x}$）和标准差（δ）将所有性状数据分成 10 级，转换为质量性状，第一级为$<\bar{x}-2\delta$，中间每级增加 0.5δ，直到第 10 级为$\geqslant\bar{x}+2\delta$，然后计算 Shannon-Wiener 多样性指数。

（3）相关性分析、主成分分析与聚类分析：使用 SPSS 26 软件，通过 Pearson 相关系数分析法研究赤皮青冈各表型性状间以及性状与地理位置和气候因子间的相关性。在 R 软件中，通过 prcomp 函数表型数据进行标准化后再进行主成分分析。基于主成分得分系数矩阵，提取贡献率最大的第一和第二主成分，采用平方欧式距离和组间连接法进行种群间聚类分析。由于赤皮青冈天然种群受破坏较严重，大多数种群内样本数量较少，且种群间树龄结构差异较大，靖州和松阳种群仅由 3 株古树与少量次生幼树组成，保靖、通道、正板、插柳、安化、龙山和周宁等种群内仅存几株古树与中龄赤皮青冈，凤凰、洞口、常宁、婺源和普陀种群为树龄较大的同龄林。因此在进行主成分分析、聚类分析以及表型性状与地理和气候因子相关性分析时，剔除树高、胸径、冠径和材积 4 个受树龄影响较大的表型性状，使用其余 11 个表型性状进行分析。

2 结果与分析

2.1 赤皮青冈表型性状变异

赤皮青冈 15 个表型性状的变异系数均值为 35.070%（表 2）。树体性状变异更加丰富，其中材积的变异系数最大（152.606%），变异幅度为 0.05~58.72 m^3。叶片长宽比变异幅度最小（11.868%），变异幅度为 2.540~4.534。15 个表型性状的变异系数由大到小依次为材积＞胸径＞冠径＞树高＞叶柄面积＞叶面积＞叶柄长宽比＞叶柄长＞叶脉间距＞锯齿数＞叶长＞叶柄宽＞叶宽＞干型＞叶长宽比。

15 个表型性状的多样性指数（H）在 1.543~2.142 之间，均值为 1.998。其中，材积的多样性指数最低（1.543），叶宽的多样性指数最高（2.142）。15 个表型性状的多样性由高到低分别为叶宽＞叶脉间距＞叶长＞叶长宽比＞锯齿数＞叶柄宽＞树高＞叶柄长＞叶面积＞叶柄长宽比＞叶柄面积＞冠径＞胸径＞干型＞材积。多样性指数分析结果说明赤皮青冈在个体水平上存在较为丰富的表型变异。

表 2 赤皮青冈表型性状变异

Table 2 Variation in phenotypic traits of *Quercus gilva*

性状 Trait	均值 Mean	标准差 SD	极大值 Max.	极小值 Min.	极差 Range	变异系数 CV (%)	多样性指数 H
树高 Tree height (m)	19.377	6.683	40.200	7.200	33.000	34.489	2.079
胸径 DBH (cm)	66.032	45.546	238.000	11.100	226.900	68.976	1.819
材积 Volume (m^3)	5.602	8.549	58.724	0.046	58.624	152.606	1.543

干型 Trunk form	8.784	1.120	10.000	2.000	8.000	12.750	1.777
冠径 Crown diameter (m)	10.364	6.127	30.000	1.500	28.500	59.118	1.953
叶长 Leaf length (mm)	99.003	16.312	143.219	63.842	79.377	16.476	2.092
叶宽 Leaf width (mm)	29.354	4.256	38.988	18.698	20.29	14.499	2.142
叶长宽比 Leaf length/width	3.404	0.404	4.534	2.540	1.994	11.868	2.091
叶面积 Leaf area (mm^2)	1943.373	529.767	3352.470	969.960	2382.51	27.260	2.058
叶柄长 Petiole length (mm)	11.789	2.805	20.817	5.156	15.661	23.793	2.067
叶柄宽 Petiole width (mm)	1.934	0.284	2.643	1.135	1.508	14.685	2.083
叶柄长宽比 Petiole length/width	6.185	1.517	12.442	3.262	9.180	24.524	2.048
叶柄面积 Petiole area (mm^2)	19.904	5.915	42.061	7.616	34.445	29.718	2.019
叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	7.301	1.366	10.984	4.356	6.628	18.630	2.106
锯齿数 Sawtooth No.	16.937	2.821	24.200	9.400	14.800	16.656	2.089
均值（标准差） Mean (SD)	—	—	—	—	—	35.070 (35.309)	1.998 (0.158)

2.2 赤皮青冈表型变异来源及种群变异规律

赤皮青冈 15 个表型性状在种群间和种群内的方差分析结果见表 3，*F* 检验结果显示：无论是在种群间还是种群内 15 个表型性状都存在极显著差异（P<0.01），说明赤皮青冈的树体和叶片性状在种群间和种群内的变异都较为丰富。

15 个表型性状的均值、标准差和多重比较结果见表 4。保靖、插柳、安化、龙山、婺源、周宁、松阳种群的树高、胸径、冠径和干型等树体指标都较高，其中松阳种群的树高、材积、冠径、干型均为最大，表现为树形高大通直的特征；靖州种群的胸径最大；凤凰、洞口、常宁、普陀种群的平均材积相对较小，与各种群实际树龄结构相符。靖州、常宁、普陀种群的叶长宽比较小，叶片表现为短而宽的叶形；保靖、龙山、婺源种群的叶长宽比较大，叶片呈细长型；插柳种群的叶长和叶面积值最大；正板赤皮青冈的叶片锯齿数最多，叶面积较大，表现为叶片大且锯齿多的特点。

表 3 赤皮青冈种群间及种群内各表型性状的方差分析

Table 3 Variance analysis of phenotypic traits of *Quercus gilva population*

性状 Trait	均方 Mean square			*F*	
	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random errors	种群间 Among populations	种群内 Within populations
树高 Tree height (m)	635.630	69.812	0.239	9.105**	292.649**
胸径 DBH (cm)	33 335.144	2 732.639	1.655	12.199**	1 650.859**
材积 Volume (m$^{3)}$	830.382	141.072	0.044	5.886**	3 227.187**
干型 Trunk form	15.564	2.264	0.362	6.687**	6.625**
冠径 Crown diameter (m)	559.364	56.247	0.071	9.945**	790.433**
叶长 Leaf length (mm)	10 925.149	1 597.245	77.681	6.840**	20.562**
叶宽 Leaf width (mm)	612.402	125.660	9.166	4.873**	13.709**

叶长宽比 Leaf length/width	6.293	1.034	0.095	6.086**	10.835**
叶面积 Leaf area (mm^2)	9 970 314.357	1 884 462.580	106 933.494	5.291**	17.623**
叶柄长 Petiole length (mm)	101.521	31.454	3.654	3.216**	8.607**
叶柄宽 Petiole width (mm)	1.931	0.203	0.046	9.485**	4.396**
叶柄长宽比 Petiole length/width	36.054	8.275	0.883	4.341**	9.375**
叶柄面积 Petiole area (mm^2)	561.206	125.471	21.011	4.458**	5.972**
叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	34.330	5.985	0.696	5.716**	8.605**
锯齿数 Sawtooth No.	105.582	32.259	4.813	3.262**	6.703**

注：**表示在 0.01 水平上显著相关；*表示在 0.05 水平上显著相关。下同。
Note: **means significant correlation at 0.01 level; *means significant correlation at 0.05 level.The same below.

表 4 14 个赤皮青冈天然种群 15 个表型性状的均值、标准差及多重比较（平均值±标准差）

Table 4 Phenotypic traits and multiple comparison of 14 *Quercus gilva populations* ($\bar{x}$±*s*)

种群 Population	性状 Trait														
	树高 Tree height (m)	胸径 DBH (cm)	材积 Volume (m^3)	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter (m)	叶长 Leaf length (mm)	叶宽 Leaf width (mm)	叶长宽比 Leaf length/width	叶面积 Leaf area (mm^2)	叶柄长 Petiole length (mm)	叶柄宽 Petiole width (mm)	叶柄面积 Petiole area (mm^2)	叶柄长宽比 Petiole length/width	叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	锯齿数 Sawtooth No.
湖南保靖 HNBJ	28±3.53a	100.93±17.89bc	10.33±4.19bc	9.87±0.24a	15.9±3.18bc	104.73±6.72abc	27.44±3.18bc	3.85±0.34a	1 961.84±385.23bc	10.96±3.69c	2.00±0.24abcd	19.72±7.75bc	5.36±1.39cd	7.92±1.21b	18.08±2.39abcd
湖南凤凰 HNFH	14.5±4.14e	35.06±9.43ef	0.76±0.5de	8.71±0.73bcd	8.4±4.35fgh	79.34±6.63d	24.04±2.81c	3.33±0.38bcd	1 328.89±186.82d	10.9±1.19c	1.74±0.17e	16.61±2.61cd	6.29±0.63bcd	5.91±0.52d	16.52±1.3bcde
湖南靖州 HNJZ	23.33±7.57abc	155.67±20.65a	20.98±10.2a	9.1±0.35abc	14.5±2.78bcde	94.78±2.34bc	32.95±3.24a	2.89±0.22e	2 102.10±249.66ab	15.35±5.64a	2.12±0.06abc	27.69±10.22a	7.22±2.52ab	8.13±1.69ab	15.87±2.61cde
湖南通道 HNTD	21.73±7.73bc	50.49±30.61def	3.63±6.9cde	8.4±0.67cde	8.23±6.47fgh	105.83±15.16ab	31.50±3.44ab	3.36±0.33bcd	2 140.75±530.19ab	11.22±2.02c	1.95±0.19bcde	18.03±3.45cd	5.81±1.16bcd	7.45±1.09bc	16.58±2.14bcde
湖南正板 HNZB	17.5±7.4cde	85.58±55.09bcd	7.52±5.89bcde	9.05±0.5abc	9.71±5.51defg	105.95±1.73ab	31.76±2.08ab	3.32±0.4bcd	2 199.27±481.34ab	11.32±1.34c	2.16±0.17ab	21.26±2.32bc	5.27±0.74cd	7.43±1.4bc	20.13±2.57a
湖南插柳 HNCL	23.5±6.19ab	109.8±55.08b	13.71±16.79ab	9.3±0.45abc	14.8±5.71bcd	112.62±11.00a	32.33±2.41a	3.49±0.27abc	2 619.79±393.10a	14.73±3.13ab	2.22±0.24a	27.64±7.58a	6.64±1.06bc	9.17±1.15a	16.4±1.46bcde
湖南洞口 HNDK	12.07±2.35e	31.77±4.68ef	0.5±0.2e	9.23±0.51abc	5.13±0.7gh	105.79±14.78ab	31.55±3.19ab	3.37±0.41bcd	2 227.88±526.98ab	12.94±1.4abc	1.97±0.14bcde	22.13±3.36abc	6.6±0.75bc	7.1±0.86bcd	19.14±2.78ab
湖南安化 HNAH	20.13±3.63bcd	74.17±34.49bcd	5.18±6.02cde	8.47±0.57cde	13.38±4.5bcdef	99.29±15.63abc	30.16±4.17ab	3.31±0.41bcd	1 954.73±512.91bcd	10.48±1.52c	2.01±0.38abcd	18.23±4.3cd	5.37±1.26cd	7.36±1.13bc	17±2.82bcde
湖南龙山 HNLS	22.05±4.7bc	51.62±45.27def	4.36±8.11cde	7.71±2.28de	11.28±5.35cdef	102.39±16.44abc	27.35±4.22bc	3.75±0.2a	1 779.41±526.73bcd	10.14±1.81c	1.87±0.14cde	16.57±3.35cd	5.45±1.11cd	7.36±0.98bc	14.52±2.34e
湖南常宁 HNCN	15.29±2.06de	23.43±3.52f	0.33±0.11e	7.96±0.66de	4.16±1.26h	89.37±10.80cd	29.67±4.38ab	3.03±0.3de	1 817.06±479.35bcd	13.16±3.17abc	1.79±0.21de	20.04±5.18bc	7.39±1.71ab	6.13±1.01cd	17.74±3.87abcd
江西婺源 JXWY	20.55±5.36bcd	67.16±9.38cde	3.48±1.54cde	9.25±0.6abc	9.45±1.94efg	113.36±13.62a	30.79±3.86ab	3.69±0.27ab	2 086.80±446.78b	11.97±2.05bc	1.93±0.13bcde	19.99±4.18bc	6.22±0.97bcd	7.34±1.21bc	18.3±2.46abc
浙江普陀 ZJPT	12.67±2.76e	30.17±13.63f	0.57±0.56e	7.53±0.83e	4.9±1.94gh	89.27±10.97cd	29.87±4.15ab	3.01±0.3de	1 708.80±266.43bcd	10.26±2.7c	2.13±0.21ab	19.61±4.96bc	4.86±1.25d	7.84±1.45b	15.14±2.4cde
福建周宁 FJZN	20.71±4.46bcd	103.71±37.95b	9.17±7.15bcd	9.73±0.24ab	17.43±7.02ab	78.94±12.93d	24.70±3.85c	3.2±0.22cde	1 452.66±423.59cd	10.47±2.6c	1.32±0.19f	13.2±3.7d	8.2±2.41a	6.07±0.99cd	15.06±1.18de
浙江松阳 ZJSY	28±1.73a	145.96±23.96a	21.39±8.54a	10±0a	21.83±3.55a	96.65±10.74bc	28.99±2.86ab	3.34±0.31bcd	1 792.28±379.35bcd	14.35±1.09ab	1.96±0.27bcde	24.43±4.46ab	7.38±0.92ab	7.31±0.98bc	15.93±5cde

注：种群间不同字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。Note: Different letters indicate significant differences among populations at 0.05 level.

2.3 赤皮青冈种群内表型变异特征

变异系数（*CV*）表示种群内表型性状的变异情况，变异系数越大表明表型的离散程度越大。由表 5 可知，14 个种群的变异系数在 14.94%（洞口）~35.56%（龙山）之间，平均值为 23.07%，说明在种群水平上赤皮青冈的表型性状变异水平较高。14 个种群中，仅洞口种群的 15 个表型性状变异系数均值未超过 15%，说明该种群赤皮青冈表型变异水平较低。15 个表型性状中干型、叶长、叶宽、叶长宽比、叶柄宽和锯齿数的变异系数均值都未超过 15%，说明这 6 个性状较为稳定；与表 2 结果一致，除干型外，树高、胸径、冠径和材积等树体性状的变异系数均值大于叶片性状的变异系数均值，说明赤皮青冈天然种质的树体性状受树龄影响过高而表现出较高变异水平。

2.4 赤皮青冈种群内表型多样性

Shannon-Wiener 多样性指数反映不同表型性状的丰富及均匀程度，14 个种群的 15 个表型性状的多样性指数见表 6。结果显示，Shannon-Wiener 指数在 1.127（松阳）~1.980（常宁）之间，14 个种群的多样性指数从高到低依次为常宁＞普陀＞洞口＞插柳＞保靖＞凤凰＞周宁＞通道＞婺源＞龙山＞安化＞正板＞靖州＞松阳。因为 Shannon-Wiener 多样性指数与种群内样本数量的大小有一定的关系，靖州、安化、松阳等样本较少的种群故而表现出较低的 Shannon-Wiener 指数，在种质资源收集和保护工作中也应受到重视。

2.5 赤皮青冈表型性状变异的来源及种群间表型分化

表型分化系数（V_{ST}）是种群间表型变异占总表型的百分比，用于评估种群间的表型分化情况。由表 7 可知，15 个赤皮青冈表型性状的分化系数在 23.420%（叶柄长）~57.359%（胸径）之间。赤皮青冈种群间表型方差分量占总表型变异的 31.682%，种群内占 44.677%，表型分化系数为 41.491%，说明种群内的变异在赤皮青冈表型变异中起主要作用。

2.6 赤皮青冈表型性状间的相关性及其与地理和气候因子间的相关性

15 个赤皮青冈表型性状间的相关性结果见表 8，其中部分性状间存在显著或极显著相关性。树高与胸径、材积、干型、冠径、叶长宽比存在极显著正相关性，与叶长和叶脉间距呈显著正相关，说明较高的赤皮青冈往往也具有较大的胸径、较优良的干型和冠形，叶片也较为狭长。干型与胸径、材积、冠径均呈极显著正相关，说明优良的干型一定程度上可以提高赤皮青冈的生长潜力。叶面积与叶长宽比无明显相关性，说明不同种质的叶长宽比表现出一定程度的稳定性。叶宽与叶柄长、叶柄宽、叶柄面积均呈极显著正相关，同时叶长和叶面积也与叶柄宽和叶柄面积呈极显著正相关水平，说明大的叶片通常伴随叶柄粗长的特征。叶脉间距仅与锯齿数呈极显著负相关，说明锯齿越多则叶脉间距越小。

11 个表型性状与种群所在地的地理和气候因子的相关性分析结果如表 9，由结果可知赤皮青冈表型性状与地理气候因子间的相关性不明显。干型与最湿月份降水量、最湿季度降水量和最暖季度降水量呈显著正相关，叶宽与最暖季度降水量呈显著负相关，叶柄宽与最湿月份降水量和最暖季度降水量呈显著负相关；经度、纬度、最冷月份最低温度和最湿季度平均温度与赤皮青冈表型性状间无相关性。以上结果表明降水对赤皮青冈表型性状的影响大于温度和地理因子。

表 5 14 个赤皮青冈种群的表型性状变异系数（%）

Table 5 Variation coefficients (%) of phenotypic traits of 14 *Quercus gilva* populations

种群 Population	性状 Trait															
	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长宽比 Leaf length/width	叶面积 Leaf area	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄面积 Petiole area	叶柄长宽比 Petiole length/width	锯齿数 Sawtooth No.	叶脉间距 Spacing length of veins	均值 Mean
湖南保靖 HNBJ	12.60	17.73	40.59	2.39	19.99	6.42	11.64	8.91	19.64	33.65	11.93	39.30	25.88	13.19	15.31	18.61
湖南凤凰 HNFH	28.57	26.88	65.27	8.36	51.80	8.36	11.69	11.40	14.05	10.92	9.59	15.70	10.09	7.89	8.82	19.29
湖南靖州 HNJZ	32.45	13.26	48.64	3.81	19.20	2.48	9.88	7.71	11.87	36.74	2.67	36.89	34.86	16.45	20.79	19.85
湖南通道 HNTD	35.57	60.64	190.15	8.04	78.64	14.32	10.95	9.70	24.23	17.99	9.76	19.15	19.98	12.89	14.67	35.11
湖南正板 HNZB	42.26	64.38	78.27	5.49	56.78	16.37	6.58	12.18	21.89	11.88	7.81	10.91	14.11	12.76	18.80	25.36
湖南插柳 HNCL	26.33	50.16	122.48	4.89	38.59	9.75	7.47	7.77	15.00	21.27	10.98	27.44	16.00	8.89	12.52	25.30
湖南洞口 HNDK	19.46	14.74	39.93	5.48	13.65	13.95	10.06	12.12	23.65	10.81	7.17	15.18	11.30	14.52	12.07	14.94
湖南安化 HNAH	18.01	46.50	116.18	6.75	33.60	15.76	13.86	12.27	32.65	14.54	18.78	23.57	23.41	16.57	15.41	27.19
湖南龙山 HNLS	21.31	87.70	185.90	29.51	47.49	16.06	15.44	5.36	29.60	17.87	7.28	20.21	20.32	16.14	13.26	35.56
湖南常宁 HNCN	13.44	15.01	34.18	8.27	30.28	12.08	14.79	9.85	26.39	24.09	11.93	25.87	23.09	21.79	16.46	19.17
江西婺源 JXWY	26.10	13.97	44.12	6.45	20.48	12.02	12.56	7.19	21.42	17.14	6.65	20.91	15.66	13.46	16.43	16.97
浙江普陀 ZJPT	21.80	45.18	98.57	11.02	39.61	12.29	13.91	10.14	15.59	26.29	10.05	25.27	25.67	15.88	18.46	25.98
福建周宁 FJZN	21.54	36.59	77.94	2.43	40.28	16.38	15.56	6.72	29.14	24.85	14.35	27.99	29.39	7.81	16.38	24.49
浙江松阳 ZJSY	6.19	16.42	39.91	0.00	16.25	11.11	9.88	9.35	21.17	7.62	13.64	18.25	12.50	31.39	13.44	15.14
均值 Mean	23.26	36.37	84.44	7.35	36.19	11.95	11.73	9.33	21.88	19.69	10.19	23.33	20.16	14.97	15.20	23.07

表 6 14 个赤皮青冈种群表型性状的 Shannon-Wiener 指数

Table 6 Shannon-Wiener indexes of phenotypic traits of 14 *Quercus gilva* populations

种群 Population	性状 Trait															
	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长宽比 Leaf length/width	叶面积 Leaf area	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄面积 Petiole area	叶柄长宽比 Petiole length/width	锯齿数 Sawtooth No.	叶脉间距 Spacing length of veins	均值 Mean
湖南保靖 HNBJ	1.946	1.618	1.946	0.375	1.998	1.559	1.893	1.946	2.134	1.946	1.998	2.375	1.859	1.998	1.946	1.836
湖南凤凰 HNFH	1.946	2.134	1.705	1.946	1.430	1.893	1.893	1.189	1.671	1.757	2.134	2.187	1.946	1.705	1.998	1.836
湖南靖州 HNJZ	0.803	1.432	1.432	0.803	1.432	1.632	0.803	1.432	0.803	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	0.803	1.236
湖南通道 HNTD	1.671	1.318	0.739	1.946	1.318	1.946	1.946	2.134	2.134	1.671	1.946	2.187	1.946	1.946	2.187	1.802
湖南正板 HNZB	1.580	1.178	1.580	1.894	1.368	1.492	1.580	1.492	1.894	1.58	1.894	1.492	1.492	1.492	1.492	1.567
湖南插柳 HNCL	1.671	1.671	1.371	1.757	1.893	1.859	2.375	1.559	1.998	2.134	1.998	1.859	2.048	1.757	1.998	1.863
湖南洞口 HNDK	1.618	2.134	1.998	1.946	1.705	1.705	1.705	2.134	1.618	1.618	2.187	2.187	1.705	2.187	1.893	1.889
湖南安化 HNAH	1.580	1.492	1.178	0.534	1.894	1.580	1.492	1.894	1.894	1.894	1.894	1.492	1.492	1.58	1.894	1.586
湖南龙山 HNLS	1.671	1.318	1.344	1.318	1.946	1.705	1.618	2.048	1.998	2.134	1.757	1.946	1.757	1.559	1.998	1.741
湖南常宁 HNCN	1.371	2.187	1.859	1.946	1.859	1.998	1.859	2.187	1.946	1.893	2.187	1.946	2.134	2.375	1.946	1.980
江西婺源 JXWY	1.508	1.671	1.671	1.671	1.998	1.705	1.946	1.893	1.946	1.705	2.187	1.671	1.671	1.559	1.671	1.765
浙江普陀 ZJPT	1.946	1.859	1.382	1.318	2.134	2.134	1.946	1.998	2.048	1.859	2.048	1.671	2.375	1.946	2.187	1.923
福建周宁 FJZN	2.105	1.836	1.836	1.099	2.105	2.105	1.836	1.836	1.836	1.566	1.761	2.105	1.566	1.836	1.836	1.818
浙江松阳 ZJSY	0.803	0.803	0.803	0.000	1.432	0.803	0.803	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.432	1.127

表 7 赤皮青冈表型性状的方差分量及种群间与种群内表型分化系数

Table 7 Variance component and differentiation coefficients of phenotypic traits among and within *Quercus gilva* populations

性状 Trait	方差分量 Variance component			方差分量百分比 Percentage of variance component (%)			表型分化系数 Differentiation coefficients of phenotypic traits (V_{ST}) (%)
	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random errors	种群间 Among populations	种群内 Within populations	随机误差 Random errors	
树高 Tree height (m)	23.139	23.191	0.239	49.688	49.799	0.513	49.944
胸径 DBH (cm)	1 251.456	930.328	1.655	57.316	42.608	0.076	57.359
材积 Volume (m^3)	28.189	47.010	0.044	37.464	62.478	0.058	37.486
干型 Trunk form	0.544	0.634	0.362	35.325	41.169	23.506	46.180
冠径 Crown diameter (m)	20.574	18.725	0.071	52.258	47.562	0.180	52.352
叶长 Leaf length (mm)	114.436	151.956	77.681	33.259	44.164	22.577	42.958
叶宽 Leaf width (mm)	5.971	11.649	9.166	22.291	43.489	34.219	33.888
叶长宽比 Leaf length/width	0.065	0.094	0.095	25.591	37.008	37.402	40.881
叶面积 Leaf area (mm^2)	99 198.657	177 752.909	106 933.494	25.841	46.304	27.856	35.818
叶柄长 Petiole length (mm)	1.716	5.611	3.654	15.627	51.097	33.276	23.420
叶柄宽 Petiole width (mm)	0.042	0.032	0.046	35.000	26.667	38.333	56.757
叶柄长宽比 Petiole length/width	0.681	1.492	0.883	22.284	48.822	28.894	31.339
叶柄面积 Petiole area (mm^2)	10.678	21.085	21.011	20.233	39.953	39.813	33.618
叶脉间距 Spacing length of veins (mm)	0.695	1.068	0.696	28.264	43.432	28.304	39.421
锯齿数 Sawtooth No.	1.796	5.540	4.813	14.783	45.600	39.616	24.482
均值 Mean	—	—	—	31.682	44.677	23.642	41.491

表 8 赤皮青冈表型性状间的相关性分析

Table 8 Correlation analysis between phenotypic traits in *Quercus gilva*

性状 Trait	性状 Trait														
	树高 Tree height	胸径 DBH	材积 Volume	干型 Trunk form	冠径 Crown diameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶长宽比 Leaf length/ width	叶面积 Leaf area	锯齿数 Sawtooth No.	叶柄长 Petiole length	叶柄宽 Petiole width	叶柄面积 Petiole area	叶柄长宽比 Petiole length/width	叶脉间距 Spacing length of veins
树高 Tree height	1														
胸径 DBH	0.711**	1													
材积 Volume	0.657**	0.923**	1												
干型 Trunk form	0.364**	0.412**	0.292**	1											
冠径 Crown diameter	0.711**	0.798**	0.696**	0.427**	1										
叶长 Leaf length	0.200*	0.072	0.073	0.092	0.007	1									
叶宽 Leaf width	-0.018	0.012	0.045	-0.050	-0.145	0.707**	1								
叶长宽比 Leaf length/width	0.291**	0.076	0.047	0.171	0.167	0.492**	-0.257**	1							
叶面积 Leaf area	0.122	0.125	0.137	0.104	-0.024	0.851**	0.817**	0.144	1						
锯齿数 Sawtooth No.	-0.032	-0.015	-0.096	0.118	-0.101	0.124	0.111	0.030	0.152	1					
叶柄长 Petiole length	-0.027	0.193	0.102	0.137	0.074	0.168	0.368**	-0.235*	0.299**	0.123	1				
叶柄宽 Petiole width	0.049	0.034	0.031	-0.054	-0.071	0.490**	0.539**	0.006	0.574**	0.158	0.341**	1			
叶柄面积 Petiole area	0.000	0.147	0.106	0.107	0.054	0.321**	0.507**	-0.191*	0.477**	0.141	0.895**	0.670**	1		
叶柄长宽比 Petiole length/width	-0.053	0.133	0.910	0.166	0.163	-0.193*	-0.022	-0.259**	-0.095	0.013	0.745**	-0.336**	0.417**	1	

叶脉间距 Spacing length of veins	0.225*	0.205*	0.227*	0.019	0.122	0.721**	0.564**	0.297**	0.667**	-0.263**	0.096	0.520**	0.319**	-0.275**	1

表 9 赤皮青冈表型性状与地理气候因子的相关性分析

Table 9 Correlation analysis between phenotypic traits and geographic and climatic factors in *Quercus gilva*

表型性状 Phenotypic trait	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	最冷月份最低温 Minimum temperature of the coldest month	最湿季度平均温 Mean temperature of the wettest quarter	最湿月份降水量 Precipitation of the wettest month	最湿季度降水量 Precipitation of the wettest quarter	最暖季度降水量 Precipitation of the warmest quarter
干型 Trunk form	0.047	-0.200	-0.501	0.117	0.593*	0.572*	0.578*
叶长 Leaf length	-0.316	-0.023	-0.503	0.185	0.144	0.275	-0.055
叶宽 Leaf width	-0.189	-0.333	-0.209	-0.200	-0.310	-0.158	-0.549*
叶长宽比 Leaf length/width	-0.245	0.375	-0.434	0.520	0.502	0.507	0.530
叶面积 Leaf area	-0.379	-0.375	-0.420	-0.076	-0.055	0.101	-0.302
锯齿数 Sawtooth No.	-0.328	-0.290	-0.423	0.004	0.079	0.236	-0.232
叶柄长 Petiole length	-0.123	-0.480	-0.213	0.109	-0.057	0.058	-0.203
叶柄宽 Petiole width	-0.268	0.058	-0.104	0.042	-0.566*	-0.466	-0.603*
叶柄面积 Petiole area	-0.175	-0.278	-0.197	0.069	-0.297	-0.190	-0.393
叶柄长宽比 Petiole length/width	0.198	-0.504	-0.063	-0.038	0.443	0.445	0.345
叶脉间距 Spacing length of veins	-0.157	0.059	-0.133	-0.004	-0.245	-0.222	-0.231

2.7 赤皮青冈表型性状的主成分分析和聚类分析

对赤皮青冈 11 个表型性状进行主成分分析，得到 4 个特征根大于 1 的主成分，累计贡献率为 82.961%（表 10）。PC1 特征值为 4.205，解释总变异的 38.231%，主要包括叶长、叶宽、叶面积（载荷的绝对值＞0.8），主要表征叶片大小；PC2 的特征值为 2.447，解释了 22.248%的总变异，主要包括叶柄长和叶柄长宽比，与叶柄性状相关；PC3 特征值为 1.344，主要表征干型，解释了 12.214%的总变异；PC4 特征值为 1.129，主要表现为锯齿数，解释了 10.268%的总变异。基于各种群的 PC1 和 PC2 得分值绘制的散点图见图 1，结果表明，赤皮青冈表型性状未呈现出明显地理变异规律，其中湖南凤凰和福建周宁种群以其较低的 PC1 得分与其他种群区分开来。

以平方欧式距离为 14 个赤皮青冈种群间距离，采用组间连接法进行聚类（图 2）。当平方欧式距离为 15 时，14 个种群根据 11 个表型性状可分为三类：与主成分分析结果相符，第一类为湖南凤凰和福建周宁，主要特征为叶长、叶宽、叶面积、叶柄长、叶柄宽、叶柄面积和叶脉间距值均最小（表 4），表现为小叶片小叶柄类；湖南靖州、浙江松阳和湖南插柳为第二类，其叶宽、叶面积、叶柄长、叶柄宽、叶柄面积和叶脉间距的值最大，叶长宽比值最低，说明第二类呈叶片大、叶宽且叶柄粗长的特征，表现为大叶片大叶柄类；第三类包括湖南保靖、湖南通道、湖南正板、湖南洞口、湖南安化、湖南龙山、湖南常宁、江西婺源和浙江普陀 9 个种群，属于第一类和第二类的衔接部分，叶片形态接近第二类，叶长、叶宽、叶面积的值普遍较大，但叶柄形态更接近第一类，普遍较小，总体表现为中叶片小叶柄类。通过比较种群的聚类结果和地理位置之间的关系，发现二者关联并不显著，说明赤皮青冈表型性状与地理因子间的相关性不明显。

表 10 赤皮青冈表型性状的主成分分析

Table 10 Principal component analysis of phenotypic traits of *Quercus gilva*

性状 Trait	主成分 Principal componence			
	PC1	PC2	PC3	PC4
干型 Trunk form	0.088	0.119	0.748	-0.051
叶长 Leaf length	0.832	-0.392	0.233	-0.034
叶宽 Leaf width	0.845	0.026	-0.274	0.071
叶长宽比 Leaf length/width	0.094	-0.582	0.643	-0.134
叶面积 Leaf area	0.900	-0.171	0.053	0.039
锯齿数 Sawtooth No.	0.138	0.148	0.308	0.895
叶柄长 Petiole length	0.534	0.799	0.112	-0.125
叶柄宽 Petiole width	0.767	-0.074	-0.239	0.239
叶柄面积 Petiole area	0.736	0.58	-0.016	-0.017
叶柄长宽比 Petiole length/width	-0.009	0.857	0.265	-0.285
叶脉间距 Spacing length of veins	0.735	-0.417	-0.055	-0.381
特征值 Eigen value	4.205	2.447	1.344	1.129
贡献率 Contribution rate (%)	38.231	22.248	12.214	10.268
累计贡献率 Cumulative contribution rate (%)	38.231	60.480	72.694	82.961

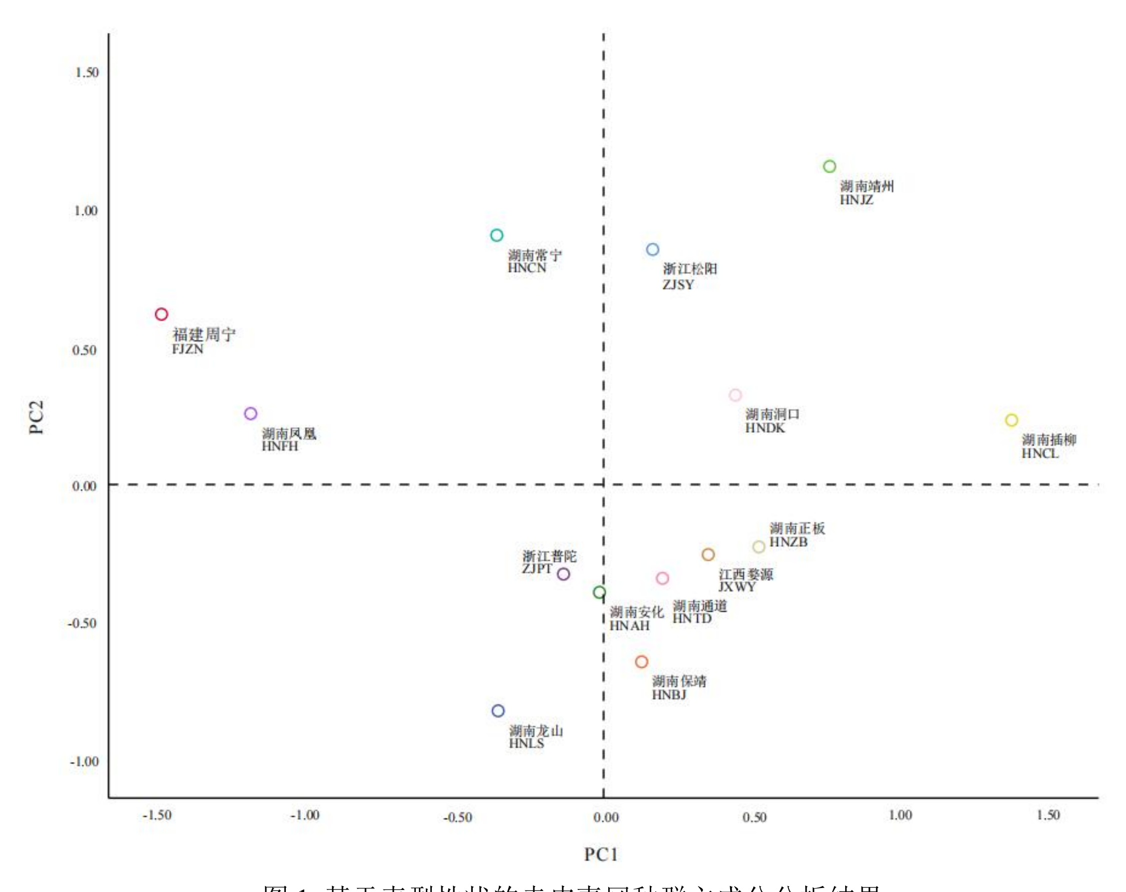


图 1 基于表型性状的赤皮青冈种群主成分分析结果

Fig.1 Principal component analysis on phenotypic traits of *Quercus gilva* populations

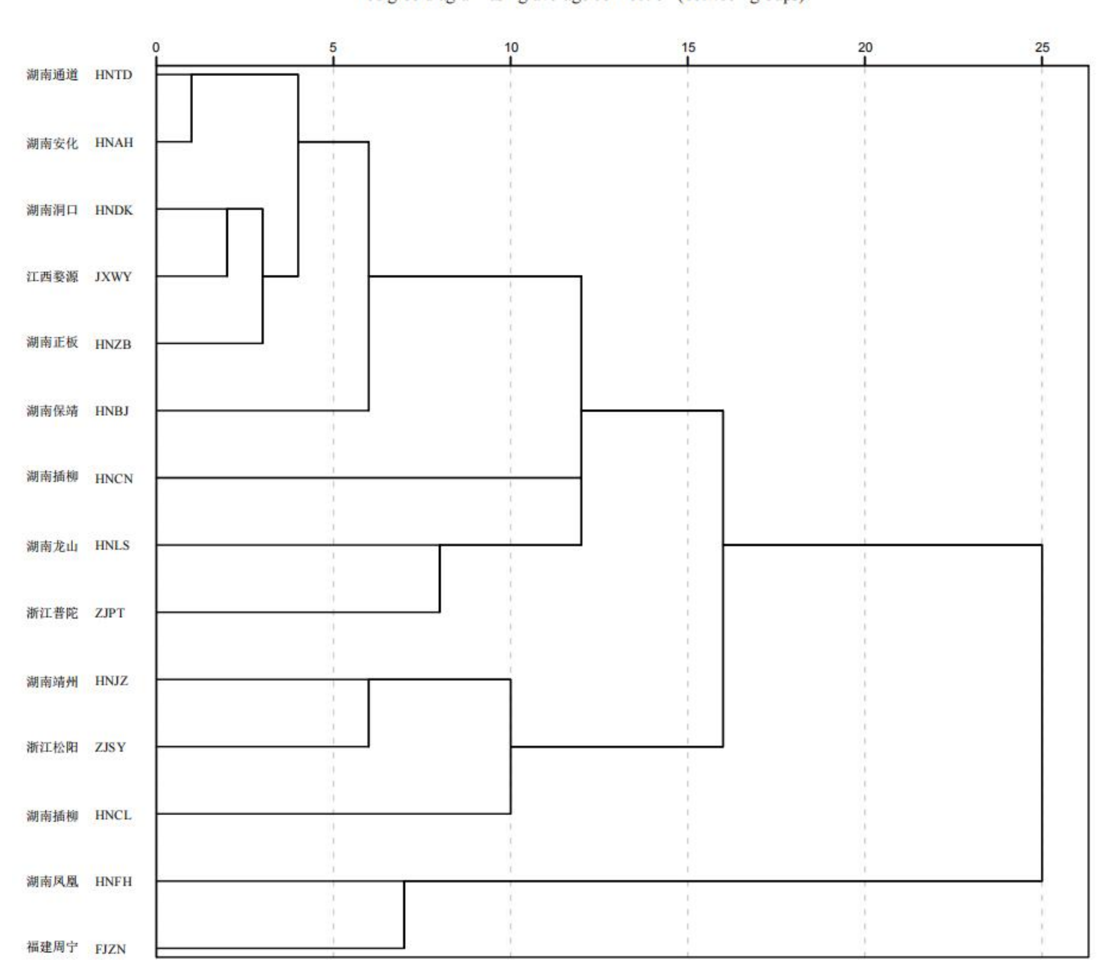


图 2 基于表型性状的赤皮青冈种群聚类关系

Fig.2 Cluster diagram of *Quercus gilva* populations based on phenotypic traits

3 讨论与结论

3.1 赤皮青冈表型性状的多样性

表型性状的变异是受环境和遗传因子共同影响下的表达（曹德美等，2021），尤其是赤皮青冈这类珍稀植物，种质资源流失严重，且面临复杂的生存环境加上长期的地理隔离，极易发生树体及叶片等方面表型性状的变异。

该研究通过计算赤皮青冈种质表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数和变异系数等指标可知 14 个赤皮青冈种群存在较为丰富的表型多样性。赤皮青冈 15 个表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数在 1.543~2.142 之间，均值为 1.998。高于濒危植物云南黄连（1.634~1.839）（*Coptis chinensis*）（杨维泽等，2013），与濒危植物格木（*Erythrophleum fordii*）（2.0278）（李洪果等，2019）相近，低于四川珙桐（2.360）（*Davidia involucrata*）（张腾驹等，2019）和内蒙古西伯利亚杏（*Armeniaca sibirica*）（2.648）（尹明宇等，2017）。表明赤皮青冈虽面临种质资源流失的问题，仍表现出较高的多样性水平，特别是叶长、叶宽和叶脉间距等性状。叶片的形态直接影响叶片生长发育特性，间接影响植物的适应能力，赤皮青冈叶片表型性状的多样性说明其具有较强的环境适应性。

植物表型性状的极值通常能反映性状对不同环境条件的适应性（李洪果等，2019），赤皮青冈 15 个表型性状的极大值是极小值的 1.78（叶长宽比）~1174.40（材积）倍，其中树体性状的极大值与极小值的比值普遍大于叶片性状，这主要是由于树体性状较叶片性状更易受到树龄本身的影响。变异系数在一定程度上能反映出性状的离散程度，当表型变异系数大于 10%时，则认为该物种的性状差异较大（徐豪等，2019）。该研究中赤皮青冈 15 个表型性状的变异系数在 11.868%~152.606%之间，天然种质间表型性状差异较大，尤其是树高、

胸径、冠径和材积等受树龄影响大的树体性状；剔除以上 4 个性状后，其余 11 个表型性状的变异系数为 11.868%~29.718%，这与灰楸（*Catalpa fargesii*）（9.66%~30.39%）（于晓池等，2021）和板栗（*Castanea mollissima*）（8.68%~32.73%）（郭燕等，2022）相近。说明赤皮青冈干型和叶片性状变异丰富，在不同环境因子和遗传因子的影响下做出相应的改变，这一结果与 Shannon-Wiener 多样性指数的结论一致，反映赤皮青冈在复杂的生长环境中表现出较强的适应能力。

3.2 赤皮青冈表型性状的变异来源与分化

赤皮青冈 15 个表型性状在种群间与种群内都表现出较丰富的变异，而种群内的表型变异更为丰富（平均表型分化系数 V_{ST}=41.491%）。这一结果与大多数林木种质资源的表型研究结果基本一致，如小果白刺（*Nitraria sibirica*）（40.71%）（董昕等，2017）、香椿（*Toona sinensis*）（40.209%）（吴军等，2018）等树种均存在较为丰富的表型变异。表型分化系数结果说明赤皮青冈叶片等表型性状在种群间的遗传分化程度相对较低，这可能是由于本研究所调查种群均位于我国亚热带地区，分布区内土壤理化性质和气候环境等条件差别不大，而且赤皮青冈在自然分布范围内呈碎片化分布的时间较短，暂未由于生殖隔离而形成较大的差异。

赤皮青冈 11 个叶片及干型性状无论是在种群间还是在种群内都存在极显著差异，而种群内的表型变异为主要变异来源（表型分化系数在 23.420%~56.757%之间）。同时，14 个种群的 11 个叶片及干型性状的变异系数均值在 7.35%（干型）~23.33%（叶柄面积）之间，且同一表型性状的 Shannon-Wiener 指数在种群间存在较大差异，提示该物种较易发生种群分化。本研究所调查的赤皮青冈天然种群大多零散分布于村落周围，个别天然种群保存较为完整，但大部分种群受人为干扰较严重，从而造成赤皮青冈天然生境的改变，加上生境不连续、样本较少的零散分布，种群间的基因流受阻，从而引起种群分化和表型性状变异。

3.3 赤皮青冈表型变异与地理气候因子间的相关性

不同物种由于对环境因子的敏感度和适应力有一定的差异，其表性状从而呈现出不同的地理变异规律，例如板栗（郭燕等，2022）的叶片由南向北表现出长宽比变小的趋势，唐古特白刺（吉德娟等，2021）的叶片厚度与海拔呈正相关，青杨（*Populus cathayana*）（曹德美等，2021）的侧脉数与经纬度呈极显著正相关。本研究中，在适宜赤皮青冈生长的环境下，经纬度和温度对赤皮青冈表型性状的影响不显著，但降水与赤皮青冈表型性状间存在一定的相关性。这与姜小龙（2020）的研究结果类似，降水是影响南岭青冈（*Quercus championii*）和福建青冈（*Q. chungii*）分布最大的气候因子。该研究发现气候因子中最湿月份降水量、最湿季度降水量以及最暖季度降水量仅与赤皮青冈干型呈正相关，而最湿月份降水量和最暖季度降水量与叶宽和叶柄宽呈负相关。在适宜的降水范围内，降水量的增加会促进维管形成层的活动，有助于树干的均匀增粗，从而表现出优良的干型；随着降水量的增加，栎类树种的叶片和叶柄倾向于向长条状发展（李东胜等，2013），因此叶宽和叶柄宽表现出减小的趋势，该现象与苦楝（*Melia azedarach*）（陈丽君等，2016）、板栗（郭燕等，2022）等树种的研究结果相似。因此降水为影响赤皮青冈表型和分布的最主要的因子，这一特征将为赤皮青冈的资源圃和人工林基地建设提供科学依据。

3.4 赤皮青冈的保护与开发利用策略

赤皮青冈天然种群的生境不连续、跨度较大、碎片化较为严重，目前大多数天然种群处于被孤立的状态且包含的种质数量都较少。赤皮青冈种子为顽拗性种子，外形较大，自然扩散距离十分有限（Zaynab et al., 2021）；花粉的传播受到我国南方复杂地形的阻碍，长期以往，高片段化分布的种群间的基因流受阻（姜小龙，2020），加上环境异质性的影响，从而引起种群分化和表型性状变异。因此，仅开展就地保护不能有效地为赤皮青冈种群间的基因交流提供廊道，不利于种群的延续和遗传多样性的维持。为了更好地保护、管理和利用赤皮青冈种质资源，首先应加强对现有天然种群和单株的保护力度，特别是单株数量稀少的种群；其次要加快开展种质资源收集工作，鉴于赤皮青冈种群内表型变异水平较高，要注重对种群内每个单株的收集；另外，应将赤皮青冈作为乡土树种在其天然分布区内推广造林，以适应能力较强的大叶片大叶柄类的靖州、松阳和插柳种群为种源进行采种育苗和造林，不仅可提高赤皮青冈的适应性，还可改善种群片段化分布的现状，为种群间的交流提供廊道，帮助该物种的延续。

参考文献：

BAI QS, CAI YL, HE BX, et al., 2019. Core set construction and association analysis of *Pinus*

massoniana from Guangdong Province in southern China using SLAF-seq [J]. Sci Rep, 9: 13157.

CAO DM, ZHANG YH, CHENG XQ, et al., 2021. Genetic variation of leaf phenotypic traits in different populations of *Populus cathayana*[J]. Sci Silv Sin, 57(8): 56-67. [曹德美，张亚红，成星奇，等，2021. 青杨不同种群叶片表型性状的遗传变异[J]. 林业科学，57(8)：56-67.]

CHEN C, DING CJ, HUANG QJ, et al., 2021. Construction of phenotypic core germplasm bank of *Populus deltoides*[J]. For Res, 34(2): 1-11. [陈存，丁昌俊，黄秦军，等，2021. 美洲黑杨表型核心种质库构建[J]. 林业科学研究，34(2)：1-11.]

CHEN LJ, LIU MQ, LIAO BY, et al., 2016. Variation of leaf morphological characters of *Melia azedarach* from different provenances[J]. J SW For Univ, 36(5): 16-20. [陈丽君，刘明骞，廖柏勇，等，2016. 苦楝不同种源叶片性状变异研究[J]. 西南林业大学学报，36(5)：16-20.]

DENG M, JIANG XL, HIPP AL, et al., 2018. Phylogeny and biogeography of East Asian evergreen oaks (*Quercus* section *Quercus*; Fagaceae): Insights into the Cenozoic history of evergreen broad-leaved forests in subtropical Asia[J]. Mol Phylogenet Evol, 119: 170-181.

DONG X, WANG L, LU YZ, et al., 2017. Phenotypic variation of *Nitraria sibirica* natural populations in Shandong[J]. For Res, 30(2): 293-299. [董昕，王磊，鲁仪增，等，2017. 山东稀有植物小果白刺天然群体表型变异研究[J]. 林业科学研究，30(2)：293-299.]

DUAN M, 1995. Comprehensive utilization of *Quercus* resources in China[J]. J Beijing For Univ, 17(2): 109-110. [端木，1995. 我国青冈属资源的综合利用[J]. 北京林业大学学报，17(2)：109-110.]

FICK SE and HIJMANS RJ, 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas[J]. Int J Clim, 37(12): 4302-4315.

GE S, WANG MX, CHEN YW, 1998．An analysis of population genetic structure of Masson pine by isozme tech-nique[J]. Sci Silv Sin, 24(4): 399-409．[葛颂，王明庥，陈岳武，1988. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构[J]. 林业科学，24(4)：399-409.]

GUO Y, ZHANG SH, LI Y, et al., 2022. Diversity analysis of 36 leaf phenotypic traits of Chinese chestnut[J]. Sci Agric Sin, 55(5): 991-1009. [郭燕，张树航，李颖，等，2022. 中国板栗 36 个叶片表型性状的多样性[J]. 中国农业科学，55(5):991-1009.]

GUO Y, ZHANG SH, LI Y, et al., 2020. Studies on the leaf morphology, anatomical structure and drought resistance evaluation of 238 Chinese chestnut varieties (Strains)[J]. Acta Hortic Sin, 47(6): 1033-1046. [郭燕，张树航，李颖，等，2020. 中国板栗 238 份品种(系)叶片形态、解剖结构及其抗旱性评价[J]. 园艺学报，47(6)：1033-1046.]

JIANG XL, 2020. Phylogenetic relationship and population genetic structure of *Quercus chungii* and *Q. championii* [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [姜小龙，2020. 福建青冈和岭南青冈系统发育关系及居群遗传结构[D]. 长沙：中南林业科技大学.]

JI DJ, ZHANG DF, YU Q, 2021. Phenotypic diversity of *Nitraria tangutorum* Bobr. in Qaidam basin[J]. J Centr S Univ For Technol, 41(10): 57-66. [吉德娟，张得芳，于倩，2021. 柴达木盆地唐古特白刺的表型多样性[J]. 中南林业科技大学学报，41(10)：57-66.]

LIN CG, 1964. Stem control in forest volume measurement technology[J]. Sci Silv Si, (4): 87-97. [林昌庚，1964. 林木蓄积量测算技术中的干形控制问题[J]. 林业科学，(4)：87-97.]

LI YG, LIU XH, MA JW, et al., 2018. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area[J]. J For Res, 29(1): 35-44.

LI DS, SHI ZM, FENG QH, et al., 2013. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China[J]. Acta Phytoecol Sin, 37(9): 793-802. [李东胜，史作民，冯秋红，等，2013. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应[J]. 植物生态学报，37(9)：793-802.]

LI HG, CHEN DZ, XU JS, et al., 2019. Phenotypic diversity and variation in natural populations of *Erythrophleum fordii*, an endangered plant species[J]. Sci Silv Si, 55(4): 69-83. [李洪果，陈达镇，许靖诗，等，2019. 濒危植物格木天然种群的表型多样性及变异[J]. 林业科学，55(4):

69-83.]

LI S, GAN XH, HAN HY, et al., 2016. Leaf phenotypic traits of *Tetracentron sinense*, an endangered plant species[J]. For Res, 29(5): 687-697. [李珊，甘小洪，憨宏艳，等，2016. 濒危植物水青树叶的表型性状变异[J]. 林业科学研究，29(5)：687－697．]

LIU Y, LI DW, QIN YS, et al., 2011. Phenotypic diversity for natural populations of *Juniperus rigida* in the Helan Mountains of Ningxia[J]. J Zhejiang A & F Univ, 28(4): 619-627.[刘雨，李登武，秦廷松，等，2011. 宁夏贺兰山杜松天然群体的表型多样性[J]. 浙江农林大学学报，28(4)：619-627.]

LIN WJ, LIU QY, LUO X, et al., 2017. Research on species diversity and niche of natural small population of *Quercus glauca*[J]. Fujian For, (6):38-41.[林文俊，刘沁月，罗萧，等，赤皮青冈天然小居群物种多样性与生态位研究[J]. 福建林业，(6)：38-41.]

NEALE DB, KREMER A, 2011. Forest tree genomics: Growing resources and applications[J]. Nat Rev Genet, 12: 111-22.

OU HB, DONG LJ, LI J, et al., 2021. Relationship between phenotypic diversity of *Phoebe bournei* deed traits and environmental geographical factors[J]. J NE For Univ, 49(8): 45-50. [欧汉彪，董利军，李娟，等，2021. 闽楠种实性状表型多样性与环境地理因子的关系[J].东北林业大学学报，49(8)：45-50.]

OUYANG ZY, OUYANG SL, WU JY, et al., 2021. Research progress of precious commercial tree species *Quercus gilva*[J]. Hunan For Sci Technol, 48(6): 74-79. [欧阳泽怡，欧阳硕龙，吴际友，等，2021. 珍贵用材树种赤皮青冈研究进展[J]. 湖南林业科技，48(6): 74-79.]

SHANG SB, 2015. Genetic diversity in natural populations of *Vatica mangachapoi* on Hainan Island[D]. Beijing: China Forestry Science Research Institute. [尚帅斌，2015. 海南岛青梅天然居群遗传多样性[D]. 北京：中国林业科学研究院.]

SUGIURA N, TANG DQ, KUROKOCHI H, et al., 2015. Genetic structure of *Quercus gilva* Blume in Japan as revealed by chloroplast DNA sequences[J]. Botany, 93(12): 873-880.

WU J, ZHONG ZZ, LOU J, et al., 2018. A study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Toona sinensis*[J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 40(2): 248-256. [吴军，钟志真，楼军，等，2018. 香椿天然群体种实性状表型多样性研究[J]. 江西农业大学学报，40(2)：248-256.]

WU YH, FAN ZL, LI J, et al., 2018. Phenotypic diversity of seeds and fruits in natural populations of *Acer ginnala* in China[J]. Guihaia, 38(6): 795-803. [武艳虹，樊泽璐，李佳，等，2018. 茶条槭自然种群种子和果实表型多样性研究[J]. 广西植物，38(6)：795-803.]

XIA C, 2021. Effects of shading on the growth and physiological characteristics of *Quercus gilva* seedlings[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [夏婵，2021. 遮阴对赤皮青冈幼苗生长及生理特性的影响[D]. 长沙：中南林业科技大学.]

XIE J, 2021. Variations in growth traits and provenance selection of *Quercus gilv*[J]. J FuJian A & F Univ, 50(5): 636-640. [谢健，2021. 不同种源赤皮青冈幼林生长性状变异及种源选择[J]. 福建农林大学学报(自然科学版)，50(5)：636-640.]

XIE J, 2011. Research on population ecology of *Quercus gilvs*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [谢健，2011. 赤皮青冈种群生态学研究[D]. 福州：福建农林大学.]

XU H, LIU MG, DONG SJ, et al., 2019. Diversity and geographical variations of germplasm resources of *Armeniaca mandshurica*[J]. Acta Phytoecol Sin, 43(7): 585-600. [徐豪，刘明国，董胜君，等，2019. 东北杏种质资源多样性及其地理变化[J]. 植物生态学报，43(7)：585-600.]

YANG WZ, JIN H, LI WY, et al., 2013. Phenotypic diversity of different populations of

endangered plant *Coptis yunnanensis*[J]. J Yunnan Univ (Nat Sci Ed), 35(5): 719-726. [杨维泽，金航，李晚谊，等，2013. 濒危植物云南黄连不同居群表型多样性研究[J]. 云南大学学报(自然科学版)，35(5)：719-726.]

YU XC, LI F, OU Y, et al., 2021. Construction of core germplasm of *Sorbus mandshurica* based on phenotype[J]. For Res, 34(6): 38-45. [于晓池，李凤，欧阳，等，2021. 基于表型的灰楸核心种质构建[J]. 林业科学研究，34(6)：38-45.]

ZAYNAB M, PAN D, NOMAN A, et al., 2018. Transcriptome approach to address low seed germination in *Quercus gilva* to save forest ecology[J]. Biochem Syst Ecol, 81: 62-69.

A MZ, B DP, C MF, et al., 2021. Proteomics analysis of *Quercus gilva* provides new insights of low seed germination[J]. Biochimie, 180: 68-78.

ZENG QM, LIU B, LIU RQ, et al., 2019. The complete chloroplast genome sequence of *Quercus gilva* (Fagaceae) [J]. Mitchondrial DNA B, 4(2): 2493-2494.

ZHANG TJ, CHEN XH, KANG XK, et al., 2019. Phenotypic diversity of leaf morphologic traits of *Davidia involucrata* natural populations in Sichuan Province[J]. Sin J Acta Ecol, 38(1): 35-43. [张腾驹，陈小红，康喜坤，等，2019. 四川省珙桐天然种群叶表型多样性[J]. 生态学杂志，38(1)：35-43.]

ZHU PH, 2014. Analysis on genetic diversity and genetic structure of *Quercus gilva* population[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [朱品红，2014. 赤皮青冈居群遗传多样性与遗传结构分析[D]. 长沙：中南林业科技大学.]